Weiß als Strukturfarbe bei Wüstentenebrioniden

Von Wilhelm Kühnelt (Wien)
mit einem Beitrag von C. Koch (Pretoria)

Mit einer Tafel

(Vorgelegt in der Sitzung am 3. Oktober 1956)

Der größte Teil aller an waldfreien Stellen lebenden Tenebrioniden ist tiefschwarz gefärbt und vollkommen einfarbig. Um so auffälliger ist es daher, daß in einem verhältnismäßig schmalen, von der Namib-Wüste eingenommenen Küstenstreifen Südwestafrikas und des südlichen Angola Arten mit schneeweißen Flügeldecken vorkommen, die zu mehreren Tribus gehören (*Zophosini: Calosis amabilis* Deyr; *Adesmiini: Onymacris marginipennis* Breme, *O. bicolor* H. R., *O. candidipennis* Breme, *O. langii* Guer. und *Stenocara eburnea* Pasc.). Wohl finden sich auch in anderen Gebieten einzelne Arten mit weißen Flügeldeckenzeichnungen, doch handelt es sich in diesen Fällen um Wachsüberzüge, die sich leicht ablösen lassen und unter denen die normale dunkle Oberfläche der Flügeldecken sichtbar wird (z. B. bei *Sternodes caspius* aus Turkestan und *Stenocara vittata* aus Südwestafrika). Da diese Wachsschichten der Flügeldecke eng anliegen, zeigen sie auch deren Feinskulptur, die aus Sechsecken besteht und einen Abdruck der Zellen der Epidermis darstellt. (Auf solche Fälle, wo weiße Flecken durch Behaarung oder Beschuppung zustande kommen, soll hier nicht näher eingegangen werden. Besonders häufig allerdings finden sich weiße Behaarung, Beschuppung oder temporäre Wachsausscheidungen wiederum bei südafrikanischen Tenebrioniden der Karroo, Kalahari und Namib. In manchen extremen Fällen, z. B. in der Cryptochilinen-Gattung *Pachynotelus*, welche besonders in der Namib-Wüste entwickelt ist, wird durch eine schnee- oder kreideweiße Schuppenlage die normal dunkel gefärbte Cuticula des ganzen Körpers völlig verdeckt.)

Bei den oben genannten Tenebrioniden der Namib fehlen aber solche Überzüge, und die weiße Farbe ist in den Flügeldecken selbst lokalisiert. Am leichtesten werden die Verhältnisse bei den Extremformen verständlich, wenn man die Untersuchung mit

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

solchen Arten beginnt, bei denen noch einzelne Stellen die normale Melaninpigmentierung aufweisen. Betrachtet man beispielsweise eine Flügeldecke von *Calosis amabilis* unter dem Auflichtmikroskop, so kann man von den normal pigmentierten (schwarzen) Stellen zu den kreideweißen nicht nur ein langsames, kontinuierliches Verblassen, also eine Abnahme des Melanins, feststellen, sondern auch eine deutliche Dickenabnahme der dorsalen Platte der Flügeldecke. Die weißen Stellen liegen also tiefer als die pigmentierten. Die feine Sechseckfelderung der Oberfläche läßt sich von den dunklen zu den lichten Stellen deutlich verfolgen, als Zeichen dafür, daß die Oberflächenschicht unverändert ist. Allerdings ist diese Mikroskulptur an manchen weißen Stellen undeutlich; hier sieht die Oberfläche matter und kreidig aus. (Bei *Stenocara eburnea*, die normalerweise einfärbig weiße Flügeldecken besitzt, konnte ich bei einem Exemplar bräunlich durchscheinende Stellen feststellen.)

Bei *Onymacris langii* tragen die weißen Flügeldecken hell- bis dunkelbraune (gelegentlich sogar schwarze) Längsstreifen, deren Breite variiert. Auch hier liegen die dunklen Streifen etwas über dem Niveau der weißen Fläche. Es zeigt sich ein deutlicher Unterschied zwischen unpigmentiert horngelb durchscheinenden und weißen opaken Stellen (Tafel I, Fig. 1).

Die mir vorliegenden Stücke von *Onymacris marginipennis* weisen eine beträchtliche Variabilität der Flügeldeckenfärbung auf. Die Melaninpigmentierung beschränkt sich auf die ventrale Platte der Flügeldecken und die Zentralfasern der Säulen, doch können letztere auch praktisch unpigmentiert sein. In diesem Zusammenhang sei daran erinnert, daß jede Käferflügeldecke eine Falte darstellt, deren obere und untere Fläche (dorsale und ventrale Platte) durch vertikale Säulen („Columnae") miteinander verbunden sind. Ihrer Entstehung nach entspricht die Zentralfaser der Säulen einem Stück der Pigmentschicht („Exocuticula"), ihre konzentrischen Schichten der Hauptlage („Endocuticula").

Bei manchen Stücken ist die gesamte Flügeldeckenfläche lichthornbraun und durchscheinend, während Naht und Seitenrand schmal opak weiß gefärbt sind. Bei anderen Stücken ist auch die Fläche der Flügeldecken in verschiedenem Maß opak weiß. Es können hier die Zentralfasern der Säulen als dunkle Punkte, die in Längsreihen angeordnet sind, erhalten bleiben oder die ganze Fläche ist opak weiß und nur wenige unregelmäßig angeordnete Stellen bleiben durchscheinend (Tafel I, Fig. 2).

Bei *Onymacris bicolor marshalli* sind die Flügeldecken opak weiß und nur die pigmentierten Zentralfasern der Säulen schim-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

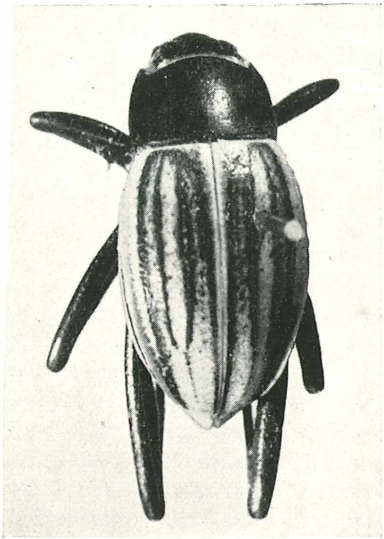

Fig. 1.

Fig. 2.

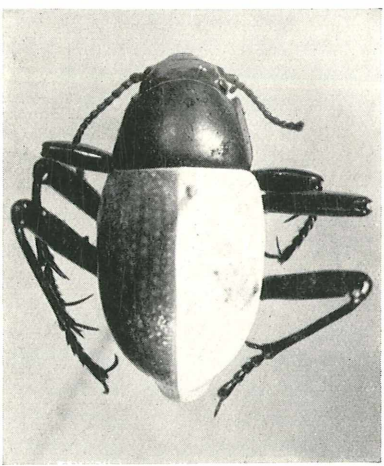

Fig. 3.

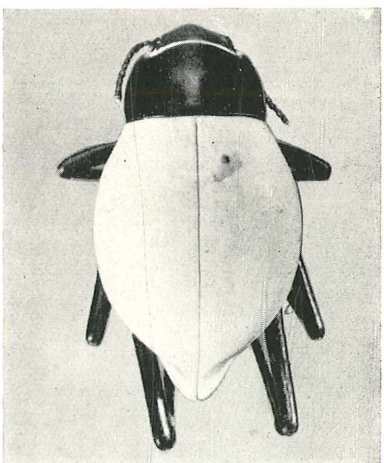

Fig. 4.

Fig. 1. *Onymacris langii* Guer. (Benguela). Körperlänge 14,5 mm.
Fig. 2. *Onymacris marginipennis* Breme. (Swakopmund). Körperlänge 14 mm.
Fig. 3. *Onymacris bicolor marshalli* C. Koch. (Porto Alexandre, S.W.-Angola.) Körperlänge 17,5 mm. Linke Flügeldecke mit Öl imprägniert.
Fig. 4. *Onymacris candidipennis* Breme. (Porto Alexandre, S.W.-Angola.) Körperlänge 20 mm.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

mern als in Längsreihen angeordnete Punkte durch. Die Mikroskulptur der Oberfläche ist mehr oder weniger deutlich. Bei dieser Art konnte ich mehrfach feststellen, daß trockene Sammlungsexemplare „ölig“ und durchscheinend werden (deutliche Zunahme innerhalb von 2 Jahren festgestellt!); schließlich ist die dorsale Platte der Flügeldecken nahezu glasartig durchsichtig, und daher erscheinen die Flügeldecken fast schwarz, weil jetzt die normal pigmentierte, ventrale Deckenplatte sichtbar wird (Tafel I, Fig. 3).

Onymacris candidipennis zeigt (bei frischen Stücken) die reinste Weißfärbung der Flügeldecken. Auch die Vertikalfasern der Säulen sind hier praktisch pigmentlos und ihre Lage nur als seichte Punktierung erkennbar. Bei einzelnen Stücken sind sie allerdings dadurch sichtbar, daß die betreffenden Stellen durchscheinend, also nicht opak weiß, sind. Die Mikroskulptur der Oberfläche ist nicht immer deutlich. Manche Stücke zeigen sogar eine ausgesprochen kreidige, wie korrodiert aussehende Oberfläche; in diesem Fall dürfte es sich aber um alte, vielleicht erst postmortal „verwitterte“ Stücke handeln (Tafel I, Fig. 4).

Die Untersuchung der weißen Flügeldecken mit Hilfe des Auflichtmikroskops ergibt somit, daß 1. die Melaninpigmentierung vollständig reduziert ist und eine durchscheinende horngelbe Cuticula übrig bleibt und 2., daß diese hyaline Cuticula durch Einlagerung irgendeines Stoffes opak und schneeweiß wird. (Alle anderen gelegentlich beobachteten Färbungen gehen auf postmortale Veränderungen zurück.) Gebien (1939) gibt an, daß Schmalfuß *Stenocara eburnea* chemisch untersucht und das Fehlen von Melaninen in den Flügeldecken festgestellt hat.

Um die Natur des eingelagerten Stoffes, der die Weißfärbung hervorruft, aufzuklären, wurden durch Flügeldecken von *Onymacris candidipennis* und *O. bicolor marshalli* Schnitte hergestellt und bei stärksten lichtoptisch erreichbaren Vergrößerungen untersucht. Unterschiede zwischen den beiden untersuchten Arten konnten nicht festgestellt werden, weshalb sie gemeinsam behandelt werden sollen. Die Grenzlamelle (Epicuticula) erweist sich als vollständig hyalin und zeigt nur die den Epidermiszellen entsprechende Sechseckfelderung. Feinere Strukturen sind nicht erkennbar. Die „Pigmentschicht“ (Exocuticula) ist weitgehend opak und nur an den dünnsten Stellen der Schnitte (Schnittränder) ist mehr zu erkennen. Hier zeigt sich eine hyaline Grundmasse, in der kleinste opake Einlagerungen von 0,3—0,5 μ Durchmesser zu erkennen sind. Diese Einlagerungen sind nicht vollständig gleichmäßig verteilt, sondern stehen dicht gedrängt in Gruppen bei-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

sammen, zwischen denen hyaline Streifen erkennbar sind. Auf Grund zahlreicher Beobachtungen ergibt sich, daß hier wieder ein Effekt der durch die Epidermiszellen bedingten Sechseckfelderung vorliegt. Die Flächen der Sechsecke erweisen sich dicht erfüllt von den Einlagerungen, während die Randleisten hyalin sind. Am deutlichsten sind diese Verhältnisse an der Grenze zwischen Exo- und Endocuticula zu erkennen. Beim Übergang zur Endocuticula (Hauptlage) erscheinen die Einlagerungen nicht mehr in isodiametrischer Anordnung, sondern in länglichen Feldern, die aber durch hyaline Randstreifen getrennt bleiben. In der eigentlichen Endocuticula weist jeder Balken eine mit den Einlagerungen versehene mittlere Zone auf, während die Ränder hyalin sind. (Über den Feinbau der Insektencuticula vgl. Kühnelt 1928 und Richards 1951). Nur bei etwas geöffneter Blende stellen sich die Einlagerungen als etwas unregelmäßige, aber im ganzen punktförmige Körnchen dar. Bei starker Abblendung verschmelzen sie zu einem unentwirrbaren Schlingenwerk. Hieraus kann geschlossen werden, daß es sich nicht um einzelne „Körnchen", sondern um einigermaßen senkrecht zur Schichtung der Cuticula stehende, aber unregelmäßig verlaufende „Fasern" handelt. Es scheint mir daher außerordentlich wahrscheinlich, daß es sich hier um die Porenkanäle der Cuticula handelt, die in diesem Fall durch Einlagerung eines Stoffes mit von der übrigen Cuticula abweichendem Brechungsindex ausnahmsweise besonders deutlich werden. (Gewöhnlich sind die Porenkanäle nur mit Hilfe des Elektronenmikroskops deutlich darstellbar.) Ein Vergleich der geschilderten Präparate von weißen Flügeldecken mit solchen von normal pigmentierten, wie *Onymacris unguicularis*, und ebenso von Schnitten durch den stark pigmentierten Halsschild der „weißen" Arten ergab, daß auch bei stärkster Melanineinlagerung, sofern dann überhaupt etwas zu erkennen ist, die Cuticula homogen und hyalin bleibt und keinerlei Diskontinuitäten erkennbar sind. Die Untersuchung von Schnitten weißer Flügeldecken, die postmortal „ölig" geworden waren und solchen, die im Vakuum mit Olivenöl imprägniert wurden, zeigt, daß, wie schon oben ausgeführt, die ganze Flügeldecke hyalin wird. Die an unbehandelten Flügeldecken festgestellten opaken Einlagerungen waren nahezu vollständig verschwunden; nur an wenigen Stellen waren Reste davon zu erkennen.

Um mehr über die „opaken" Einlagerungen zu erfahren, wurde versucht, sie aus der Flügeldecke herauszulösen. Es wurden daher Schnitte weißer Flügeldecken auf dem Objektträger mit kalter konzentrierter Schwefelsäure behandelt und der Vorgang bei starken

Vergrößerungen beobachtet. An Schnitträndern kann man deutlich beobachten, wie sich die hyaline Cuticula langsam auflöst, während die opaken Einschlüsse beweglich werden und sich zu größeren Bläschen zusammenschließen. Daß es sich nicht um eine Gasentwicklung handelt, die bei der Auflösung der Cuticularsubstanz stattfindet, läßt sich durch gleichartige Behandlung hyaliner Stellen der Flügeldecken zeigen. Hier erfolgt die Auflösung ohne jede Gasentwicklung. Somit ergibt sich, daß die opaken Einschlüsse Gasbläschen, mit größter Wahrscheinlichkeit Luftbläschen, sind. Die weiße Farbe ist also nicht durch ein Pigment, sondern durch die unorientierte Reflexion des Lichtes an den zahlreichen winzigen Luftbläschen verursacht, die in der Exocuticula eingeschlossen sind. Die Färbung kommt somit in gleicher Weise zustande wie bei Schnee oder bei weißen Blütenblättern, Haaren und Schmetterlingsschuppen (Mason 1926).

Es ergibt sich noch die Frage nach einer etwaigen ökologischen Bedeutung der Weißfärbung der Flügeldecken bei mehreren nicht näher miteinander verwandten Arten, die im gleichen Gebiete vorkommen. Hier muß zuerst erwähnt werden, daß an denselben Stellen normal pigmentierte, also tiefschwarze Arten aus den gleichen Gattungen (*Stenocara* und *Onymacris*) in Anzahl vorkommen. Dasselbe gilt von Zophosinen, obwohl hier die normal pigmentierten Formen nicht zur Gattung *Calosis* gerechnet werden. Nach Angabe von Gebien (1939) sind die weißen Arten ausgesprochene Tagtiere, die bei Sonnenschein lebhaft sind. Die stärkere Reflexion und daher geringere Erwärmung der weißen Oberflächen könnte also in diesem Zusammenhang eine gewisse Bedeutung haben. Es muß aber daran erinnert werden, daß nur die Flügeldecken weiß sind, der schwarze Kopf und Halsschild die Wärmestrahlen in vollem Maß absorbieren und daß andererseits ein Überhitzungsschutz nur dann gegeben ist, wenn sich die Tiere nicht bewegen, denn der von den Sonnenstrahlen erhitzte Sand kann die schwarze Unterseite der darüber hinlaufenden Tiere durch Rückstrahlung stark erwärmen.

Es käme aber noch eine andere Wirkungsweise in Betracht: Bei den genannten Tenebrioniden münden alle Stigmen, die an der Dorsalseite des Abdomens liegen, in den Luftraum unterhalb der verwachsenen Flügeldecken (subelytraler Raum). Bei den weißen Arten wird sich die Luft in diesem Raum vermutlich weniger erwärmen und dadurch auch weniger austrocknen. Hier könnte möglicherweise eine ökologische Bedeutung der Weißfärbung vorliegen. Diese Fragen könnten nur durch sorgfältige Untersuchungen an Ort und Stelle aufgeklärt werden.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Herr C. Koch vom Transvaal Museum (Pretoria) hat mir in liebenswürdiger Weise reichliches Untersuchungsmaterial von *Onymacris bicolor marshalli* und *O. candidipennis* zur Verfügung gestellt, wofür ich ihm auch an dieser Stelle aufrichtig danken möchte. Ferner verdanke ich ihm Angaben über Verbreitung und Lebensweise der „weißen" Wüstentenebrioniden, die ich hier anfüge:

Es ist höchst auffallend, daß in den beiden, in der Schwarzfärbung völlig konstanten, über sehr große Gebiete verbreiteten und zahlreich aufgespaltenen Gruppen der *Zophosini* und *Adesmiini* eine Weißfärbung der Cuticula auftritt und dies sowohl in einem bei Insekten unbekannten Ausmaß als auch in einem eng begrenzten Teil ihres Gesamtverbreitungsgebietes, nämlich nur in der zentralen und nördlichen Namib-Wüste. Das für die Weißfärbung kritische Gebiet reicht von ungefähr Swakopmund bis nach Moçamedes, während die davon südlich gelegenen Teile der Namib ausschließlich ganz schwarz gefärbte Vertreter der in Betracht kommenden Gattungen aufweisen. Topographisch wie auch klimatisch bestehen nun zwischen der südlichen Namib und dem nördlich davon gelegenen Verbreitungsgebiet der „weißen" Tenebrioniden keine prinzipiellen Unterschiede. Die Namib-Wüste erscheint sehr homogen fast in ihrer ganzen Ausdehnung, von der Mündung des Oranje-Flusses im Süden über den Kunene-Fluß nordwärts bis zu dem steilen, linken Ufer des heute ausgetrockneten Coroca-Flusses südlich von Moçamedes. Es finden sich überall die für die Namib charakteristischen, bis zu 200 m hohen, nackten, halbmondförmigen Wanderdünen, in denen die abgetragenen, felsigen Inselberge „ertrinken". Die klimatischen Bedingungen sind die gleichen: Dicke Nebel hüllen diese Dünen oft Tag und Nacht ein, weichen aber wieder einer sengenden Sonnenstrahlung, die Wochen ohne Nebelbildung anhalten kann; die Temperaturunterschiede sind bedeutend, sowohl zwischen Tag und Nacht als auch zwischen dem manchmal eisigen Südwestwind und dem heißen, vom wüstenartigen Kalahari-Hinterland kommenden Ostwind, weitere Temperaturunterschiede bestehen aber auch zwischen den dem Wind ausgesetzten, ständig sich bewegenden Dünenkämmen und den im Windschatten gelegenen Dünentälern, wo die Hitze stagniert.

Trotz dieser gleichartigen topographischen und klimatischen Bedingungen variiert die Flora und Fauna der Namib bedeutend in longitudinaler Richtung von Süden nach Norden, meistens nur spezifisch, in einigen wenigen Fällen auch generisch. Die longitudinale Veränderung der Fauna der ungeflügelten Tenebrioniden

ist aber eine allmähliche und reicht bis zum Coroca-Fluß bzw. Moçamedes im südlichen Angola, ohne Beeinflussung dieser allmählichen faunistischen Veränderung durch den Kunene-Fluß, obwohl letzterer den größten und einzigen dauernd Wasser führenden Fluß im westlichen Teil des südlichen Afrikas darstellt. Dagegen setzt sprunghaft das Erscheinen der „weißen" Tenebrioniden um Swakopmund ein, zusammen mit der höchst eigentümlichen und isolierten Pflanzengattung *Welwitschia*, deren Verbreitung sich exakt mit jener der „weißen" Tenebrioniden geographisch (aber nicht ökologisch) deckt. Das Gebiet der Namib um Swakopmund bietet topographisch oder klimatisch überhaupt keine Hinweise auf eine faunistische Barriere. In Übereinstimmung mit der allmählichen Veränderung der Fauna in longitudinaler Richtung nimmt aber die Intensität der Weißfärbung wie auch der Artenreichtum bei den „weißen" Tenebrioniden von Swakopmund nach Norden zu. Die bei Swakopmund vorkommenden „weißen" Arten sind *Onymacris marginipennis, Stenocara eburnea* und *Calosis amabilis*, welche daselbst mit den ganz schwarz gefärbten kongenerischen Arten *Onymacris rugatipennis* und *Stenocara brunnipes* während des Tages die Dünen bevölkern. Von ihnen besitzt nur *Stenocara eburnea* rein weiße Flügeldecken, während *Onymacris marginipennis* und *Calosis amabilis* zwar auffallend aufgehellte Flügeldecken zeigen, deren Grundfärbung aber von einem weißlichen Gelb bis gelblichen Braun variiert, mit einer dunklen Gitterung oder Längsstreifung. *Stenocara eburnea* ist eine isolierte Art, die nicht weit nach Norden geht und hinter Cape Cross wieder zu verschwinden scheint. Dagegen hellt sich *Calosis* nach Norden zu weiter auf, um an der „skeleton coast" (Gegend um Cape Frio und Rocky Point) eine schneeweiße, vikariierende Art (*C. lundholmi*) zu entwickeln, während an der gleichen Stelle neben *Onymacris marginipennis* eine zweite *Onymacris*-Art (*O. brincki*) tritt, welche sehr aufgehellte, weißlichgelbe Flügeldecken ohne deutliche Längsstreifung aufweist; schwarze *Onymacris* fehlen hier bereits. Noch weiter nach Norden, in der Moçamedes-Wüste Angolas, kommt es zu einer extremen Steigerung in der Intensität der Weißfärbung, aber auch zu einer auffallenden Konzentration von „weißen", morphologisch scharf geschiedenen Arten. Bei der vikariierenden *Calosis tricolor* tritt wieder die von der Swakopmunder Art bekannte dunkle Gitterung, aber auf weißem Grund, auf. Neben *Onymacris marginipennis* aber treten drei weitere *Onymacris*, von denen *O. candidipennis* und *O. bicolor marshalli* schneeweiße Flügeldecken besitzen, während *O. langi* auf den Flügeldecken eine rotbraune bis schwarze, feine

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Längsstreifung zeigt, die aber in der Anlage von jener der *O. marginipennis* abweicht. Es kommen also in diesem nördlich des Kunene-Flusses gelegenen Teil der Namib-Wüste viele helle *Onymacris*-Arten vor, von denen ich drei (*marginipennis, candidipennis, bicolor marshalli*) in den gleichen Dünen (um Porto Alexandre und Baia dos Tigres) zusammen lebend angetroffen habe. Schwarze *Onymacris* fehlen hier. Nördlich von Moçamedes endet das Verbreitungsgebiet der „weißen" Tenebrioniden, aber auch jenes von *Onymacris* und *Calosis* sowie von *Welwitschia.*

Die drei extrem weiß gefärbten Arten (*Stenocara eburnea, Onymacris candidipennis* und *Onymacris bicolor marshalli*) besitzen im Leben reinweiße Flügeldecken. Nach der Tötung dringt bei trocken aufbewahrten Exemplaren, oft erst nach Monaten oder Jahren, Körperfett durch die Flügeldecken auf deren Oberseite (wie es auch bei vielen schwarzen oder mit heller Bekleidung versehenen Tenebrioniden der Fall ist), und die Flügeldecken nehmen dann eine mehr oder weniger durchsichtig fettige, graue bis gelbliche oder bräunliche Färbung an, die in manchen Fällen nur auf eine Flügeldeckenhälfte beschränkt sein kann. Unter mehreren hundert seit Jahren trocken aufbewahrten Individuen hat sich ungefähr die Hälfte auf diese Weise verfärbt, während die restlichen Exemplare reinweiß geblieben sind. In der Natur konnte ich solche fettige Individuen nie feststellen; alle lebend beobachteten Tiere zeigten reinweiße, opake und leicht kreidige Flügeldecken.

Alle „weißen" Tenebrioniden sind Tagtiere und auffallend heliophil. Sie verhalten sich nicht anders als die schwarzen, heliophilen Tenebrioniden, mit denen sie zum Teil auf denselben Dünen anzutreffen sind. Sie sind besonders zahlreich in den heißen Dünentälern, wo sie mit großer Geschwindigkeit herumlaufen, ihre Nahrung suchen und kopulieren. Bei Störung flüchten sie sofort die steilen und aus ganz losem Sand bestehenden Dünenhänge hinauf und graben sich an irgendeiner Stelle ziemlich rasch und tief in den Sand ein. Sie heben sich von der Bodenfärbung ihrer Umgebung ebenso auffallend ab wie die schwarzen Arten, da der tiefschwarze Vorderkörper und die rein weißen Flügeldecken stark mit der braunen Färbung des Sandes kontrastieren. Die von Gebien aus Péringueys Bericht entnommene Beobachtung, daß sie bei Gefahr sich nur mit dem schwarzen Vorderkörper eingraben, die weißen Flügeldecken aber vom Sande entblößt lassen, konnte ich nicht bestätigen; in allen Fällen gruben sich die „weißen" *Onymacris* in der gleichen Weise und bis zum völligen Verschwinden in den losen Sand ein wie die schwarzen Arten. Gegen Sonnenuntergang ziehen sich alle heliophilen Tenebrioniden

mehr oder weniger tief in den Sand der Dünen zurück, wo sie während der Nacht steif und bewegungslos ausgegraben werden können.

Unter den nächtlichen Tenebrioniden der gleichen Gebiete gibt es keine weiß gefärbten Arten. Es handelt sich hier meist um durchscheinend rotbraune bis rötlichgelbe, außerordentlich spezialisierte Arten anderer Tribus (*Eurychorini, Molurini, Opatrini, Caenocrypticini, Dactylocalcarini* usw.), darunter auch zwei blinde Arten (*Dactylocalcar caecus* und *Syntyphlus subterraneus*, die einzigen bisher bekannten anophthalmen Wüstentenebrioniden). Diese nächtlichen Arten sind sehr langsame Tiere, scheiden in vielen Fällen ein Oberflächensekret ab, an dem sich der Sand der Umgebung festsetzt, und versinken bei Störung sehr schnell in den losen Sand. Eine einzige Gattung (*Vernayella*) ist durch äußerst schnelle Läufer vertreten, welche es an Geschwindigkeit mit den blitzartigen Bewegungen mancher heliophiler *Zophosini* (z. B. *Ophthalmosis*) aufnehmen können.

Im Gegensatz zu den heliophilen Tenebrioniden scheinen alle nächtlichen Arten außerordentlich wärmeempfindlich zu sein, da sie sich tagsüber so tief in den Sand der Dünen zurückziehen, daß ich sie nur selten ausgraben konnte. Der Großteil dieser nächtlichen Gräber ist weder an Pflanzen noch an Detritus gebunden. Die *Lepidochora*-Arten, eigentümliche, mit fingerartigen Sporen der Schienen ausgestattete *Eurychorini* von scheibenartiger Gestalt, graben sich bei Morgengrauen an jener Stelle der nackten Dünen ein, an der sie sich zufällig befinden. Diese gänzliche Unabhängigkeit von Vegetation oder Detritus mag wohl der Grund sein, daß die reiche nächtliche Fauna der nackten Namib-Dünen bis in die jüngste Zeit unbekannt geblieben ist.

Auf die Verschiedenartigkeit der ökologischen Anforderungen der „weißen" Tenebrioniden wie überhaupt der Namib-Arten, kann in dem vorliegenden Bericht nicht eingegangen werden. Es mag hier nur erwähnt werden, daß alle *Onymacris* Pflanzenfolger der Wanderdünen sind, *Stenocara eburnea* als ein halophiles Element eher als ein psammophiles anzusprechen ist, und *Calosis* auf dem harten Sandboden der *Welwitschia*-Flächen lebt.

Zur Kennzeichnung der höchst auffallenden Konvergenzerscheinung der „weißen" Tenebrioniden der zentralen und nördlichen Namib-Wüste möchte ich abschließend folgende Punkte anführen:

1. Ein nur annäherndes Ausmaß der Weißfärbung kommt bei keinen anderen Insekten der Erde vor.

2. Eine Weißfärbung der Cuticula tritt innerhalb der Tenebrioniden nur bei den „weißen" Arten der zentralen und nörd-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

lichen Namib auf; sie ist in allen Fällen in übereinstimmender Weise auf die Flügeldecken beschränkt.

3. Die Weißfärbung findet sich in konvergenter Weise bei Vertretern verschiedener Tribus (*Zophosini* und *Adesmiini*) und Gattungen (*Calosis, Stenocara* und *Onymacris*), innerhalb der *Onymacris* weiters bei Arten, die verschiedenen phylogenetischen Reihen angehören.

4. Sämtliche „weiße" Tenebrioniden sind auf ein kleines, küstennahes Gebiet der zentralen und nördlichen Namib streng lokalisiert.

5. Ihr Verbreitungsgebiet weicht topographisch und klimatisch kaum von der südlichen Namib ab, ist aber sowohl floristisch (*Welwitschia*) als auch faunistisch (Eidechsengattung *Angolosaurus* und viele endemische Käfergattungen) auffallend von der südlichen Namib differenziert. Hiemit stimmt auch das Verbreitungsbild der Gattung *Onymacris* überein, welche in der südlichen Namib (plus südliche Kalahari und nördliches Klein-Namaqualand) nur schwarze Arten aufweist, in der zentralen und nördlichen Namib aber ausschließlich „weiße" Arten.

6. Die „weißen" Arten der Gattungen *Stenocara* und *Onymacris* sind mit den schwarzen Arten der gleichen Gattungen nahe verwandt. *Calosis* hingegen ist eine endemische *Zophosini*-Gattung des kritischen Verbreitungsgebietes und sprunghaft differenziert von allen anderen Panafrikanischen Wüstentenebrioniden durch das Vorhandensein eines Gelenkes des Penis, welches in gleicher Weise funktioniert wie das Gelenk zwischen dem basalen und apikalen Teil des aedeagalen Tegmens (das sämtlichen Tribus der Unterfamilie der *Tentyriinae*, die *Zophosini* eingeschlossen, eigentümlich ist).

7. Verschiedenheiten in der Lebensweise der „weißen" und schwarzen Tenebrioniden scheinen nicht zu bestehen.

Literaturverzeichnis.

Gebien, H., 1939: Körperbau und Lebensweise der Wüstentenebrioniden. VII. intern. Kongr. Ent., Bd. I: 118—132.

Kühnelt, W., 1928: Über den Bau des Insektenskelettes. Zool. Jb. Anat., 50: 221—278.

Mason, C. W., 1926: Structural colors in insects. I. J. physiol. Chem., 30: 383—395.

Richards, A. G., 1951: The integument of Arthropods. University of Minnesota Press, Minneapolis.

Waibel, L., 1922: Winterregen in Deutsch-Südwestafrika. Abh. a. d. Gebiet d. Auslandskunde, 9. Reihe C, Naturw., 4. Hamburg.

Walter, H. 1936: Die ökologischen Verhältnisse in der Namibnebelwüste. Jb. wiss. Botanik, 84: 58—222.